©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Energiegehalte pflanzlicher Substanz: I. Erfassung und Verarbeitung des Datenmaterials

Von EVELINE PIPP und WALTER LARCHER

Mit 9 Tabellen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 26. Juni 1987)

1. Einleitung

Der Energiestrom, der durch die Sonnenstrahlung auf die Erde gelangt, wird durch die Photosynthese der Pflanzen genützt und im Wege der Kohlenstoffassimilation als latente chemische Energie gespeichert. Obzwar der Nutzeffekt der Stoffproduktion von Pflanzenbeständen im Durchschnitt einen Wirkungsgrad von wenigen Prozenten nur ausnahmsweise überschreitet und in weiten Gebieten des Festlandes und der Ozeane die Wirkungsgrade im Promillebereich liegen, beruht die Energieversorgung fast aller heterotrophen Organismen auf der Verwertung pflanzlicher Substanz. Ein erster Schritt zum Verständnis quantitativer Funktionszusammenhänge in der Biosphäre und in den einzelnen Ökosystemen war daher die Bestimmung und Analyse der Energieflüsse von den photoautotrophen Pflanzen als Primärproduzenten entlang von Nahrungsketten und Nahrungsnetzen bis zu den mineralisierenden Destruenten.

Diesem Energiekonzept, dem in den Ökosystemuntersuchungen der Mitte dieses Jahrhunderts große, wie wir heute wissen, zu große Bedeutung zugemessen wurde, verdanken wir eine Fülle von Bestimmungen des Energiegehaltes pflanzlicher Substanz. Auch wenn nun bekannt ist, daß häufig andere Wechselbeziehungen als trophisch-energetische das Geschehen bestimmen, bleibt die Analyse von Energieflüssen doch eine wichtige Leitlinie im Zusammenspiel der Partner im Ökosystem. Die Kenntnis des Energiegehaltes pflanzlicher Substanz ist aber ebenso wichtig für die Beurteilung wuchsformspezifischer und standortkonformer Verteilungsmuster im individuellen Assimilathaushalt. Die ökophysiologische Interpretation des Energieaufwandes für Wachstumsverhalten, Gestaltanpassung, Streßabwehr und Propagationserfolg der Pflanzen unter den örtlich und zeitlich unterschiedlichen Umweltbedingungen geht von Gesetzmäßigkeiten der Assimilatverteilung aus. Energieäquivalente pflanzlicher Substanz liefern als einfach bestimmbare Größen schließlich auch Pauschalinformationen über stoffliche Unterschiede und Veränderungen innerhalb der Pflanze und zwischen verschiedenen Arten, die als erste Anhaltspunkte oder auch Ausgangswerte für verschiedenste Anwendungsbereiche dienen.

Dem weitgestreuten Interessenfeld entspricht die publizistische Verstreutheit von Energiedaten, die vielfach in Zeitschriften von nur lokaler Bedeutung oder schwer zugänglichen Publikationsformen abgelegt sind. Zahlreiche Meßwerte sind außerdem in Veröffentlichungen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

enthalten, deren Titel solche nicht erwarten läßt. Um das für alle Arbeitsrichtungen der Biologie und darüber hinausgehende Anwendungen wertvolle Datenmaterial zu erfassen, übersichtlich zu dokumentieren, kritisch zu bewerten, mit Zusatzinformationen zu verknüpfen und möglichst vollständig zu erschließen, wurden alle erreichbaren Energiedaten von Pflanzen gesammelt und über Computer am Rechenzentrum der Universität Innsbruck verarbeitet.

2. Datenerfassung

Entsprechend der Zielsetzung des Projektes, eine möglichst weitgehende Sammlung von Angaben über den Energiegehalt von Pflanzen und Pflanzenteilen aufzubauen und die Daten mit charakteristischen Eigenschaften der einzelnen Pflanzenarten und deren Verbreitung zu korrelieren, wurde zunächst eine Literaturrecherche durchgeführt und die entnommenen Informationen nach Bewertung ihrer Brauchbarkeit nach informatischen Gesichtspunkten zusammengefaßt.

2.1 Datensammlung

Ausgangspunkt der Literatursuche war die Sonderdrucksammlung der Abteilung Allgemeine Botanik des Instituts für Botanik der Universität Innsbruck, in die seit 1960 zahlreiche Originalpublikationen mit Angaben über Energiegehalte von Pflanzen aufgenommen wurden. Anschließend wurden die in Innsbruck an Fachbibliotheken und Instituten der Universität und in Privatbesitz befindlichen einschlägigen Fachzeitschriften, Tagungsberichte, Interimsberichte, Magisterarbeiten und Dissertationen sowie Sekundärliteratur mindestens bis zum Erscheinungsjahr 1960 zurück durchsucht. Als nächster Schritt setzte, ausgehend von Literaturverzeichnissen und Bibliographien der recherchierten Titel, eine rückwärtsgerichtete Literatursuche ein. Die ausgewerteten Artikel reichen bis 50 Jahre zurück (LONG, 1934). Allerdings wurde die Suche nach älteren Arbeiten nicht mit der gleichen Intensität durchgeführt wie für den Bereich der letzten 25 Jahre, in denen kalorimetrische Bestimmungen zur Routine wurden und deshalb schon von der Ausführung her besser vergleichbar sind.

Zusätzlich zu den konventionellen Methoden der Literaturrecherche wurde ab 1980 der Dokumentationsdienst der Universität Innsbruck in Anspruch genommen. Eine erste Befragung des Literaturcomputers in Palo Alto (Datenträger BIOSIS) im On-line-Betrieb durch die Universitätsbibliothek Innsbruck (Betreuer Dr. W. Hauffe) ergab 380 Zitate.

Ausbeute der Literatursuche: Bis Ende 1984 wurden insgesamt 982 Zitate überprüft, von denen sich 273 als brauchbare Datenquellen erwiesen. Es wurden Energiedaten von insgesamt 1521 Pflanzenarten, darunter 1248 Phanerogamenarten aus 653 Gattungen, erhoben. Arbeiten, in denen die Energiewerte nicht für bestimmte Pflanzen, sondern für Mischproben angegeben sind, wurden zwar hinsichtlich anderer Informationen (z. B. kritische Besprechungen der Methode, Querverweise auf

weitere Titel) ausgewertet, die Daten wurden aber nicht weiter verarbeitet. Bei Doppelveröffentlichungen von Ergebnissen wurde die neueste vollständige Angabe verwendet.

Die Auswertung von Zeitschriften und Sonderdrucken und die rückwärts gerichtete Literatursuche erwies sich als die fündigste Methode: 66 % der so erfaßten Arbeiten lieferten brauchbare Daten. Die Suche über den Literaturcomputer erbrachte zwar schnell zahlreiche Zitate, die aber trotz mehrmaliger Adaptierung des Suchprofils nur zu 10 % verwertbar waren. Die restlichen brauchbaren Titel wurden über Querzitate gefunden (Rentabilität 56 %). Der Zeitaufwand zum Durchsuchen von Zeitschriften ist sehr groß (im Durchschnitt 5 Stunden pro gefundene, brauchbare Arbeit), wogegen Computerzitate schnell auszuwerten sind und trotz extrem geringer Ausbeute eine gute Effizienz erreichen (durchschnittlich 0,7 Stunden pro gefundene, brauchbare Arbeit). Für unsere Fragestellung war allerdings das über BIOSIS erfaßte Datenmaterial unzulänglich: durch diesen Datenträger wurden nur etwa 20 % aller verwendbaren Arbeiten gemeldet. Umgekehrt wären allerdings vier Fünftel der BIOSIS-Zitate über keine andere Quelle zu finden gewesen.

2.2 Datenaufnahme

Für die Datenspeicherung wurden der Literatur folgende Angaben entnommen: 1. Identifikation der Probe durch den wissenschaftlichen Namen der Pflanze und die Benennung der untersuchten Teile; 2. Energiegehalt der gesamten und/oder aschefreien Trockensubstanz und, wenn angegeben, der Aschenanteil; 3. Hinweise des Autors auf Wuchsform, Entwicklungszustand, funktionelle und chemische Eigenarten der Pflanze; 4. geographische Herkunft der Pflanze; 5. Zugehörigkeit zu einem bestimmten Vegetationstyp, Standortsbindung und Einfluß von Umweltfaktoren; 6. weitere Eigenschaften und Umstände, die sich auf den Energie- oder Aschengehalt auswirken könnten. Waren in der Originalarbeit keine Informationen zu den Punkten 3–6 zu finden, wurden sie einschlägigen Nachschlagewerken entnommen. Ferner wurden Angaben über die angewendete Methode der Probenentnahme, Aufbereitung und der Energiewertbestimmung vermerkt.

Energieäquivalente: Der Energiegehalt pflanzlicher Substanz wird durch kalorimetrisch bestimmte Brennwerte ermittelt. Die bei Verbrennung einer Probe freiwerdende Energie kann auf die gesamte Trockensubstanz oder nur auf deren brennbaren (= organischen) Anteil bezogen werden. Im ersten Fall erhält man den *Rohenergiegehalt,* im zweiten den *aschefreien Energiegehalt.* Diese werden im folgenden in Kilojoule pro Gramm Trockensubstanz angegeben. In anderen Einheiten vorliegende Energiegehalte wurden über Konversionsfaktoren umgerechnet, nämlich 1 kcal = 4,1868 $kJ.g^{-1}$, 1 BTU[1] = 1,055 $kJ.g^{-1}$. Alle Daten werden auf zwei Dezimalstellen genau angegeben.

[1] British Thermal Unit, CONDE & HUFFMAN (1978), S. 46.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Aschengehalt: Die Aschenmenge wird durch Verglühen der Pflanzenprobe bestimmt und der Anteil der Mineralstoffe in Prozent der Gesamttrockensubstanz ausgedrückt. Exakt müßte die Veraschung in einem Muffelofen bei ca. 500 °C erfolgen. Anstelle der separaten Bestimmungen wird jedoch häufig der Glührückstand im Quarzschälchen des Kalorimeters als Aschengehalt angegeben. Der auf aschefreie Trockensubstanz bezogene Energiegehalt (EAF) wird über die Formel

$$EAF = EGT\ (1-0{,}01\ AG)^{-1}$$

aus dem Rohenergiegehalt der Gesamttrockensubstanz (EGT) und dem Aschengehalt (AG) berechnet.

Waren alle drei Größen in der Originalarbeit angegeben, wurden diese übernommen, auch wenn sie diese Formel nicht genau erfüllten. Wurden Aschengehalte über die Glührückstände im Kalorimeter bestimmt, so wird für jede Parallelprobe der Rohenergiegehalt und der aschefreie Energiegehalt einzeln berechnet und jeder für sich gemittelt. Durch die Bildung des Mittelwertes entstehen Abweichungen. An 250 Datensätzen, bei denen alle drei Werte in der Originalpublikation zu finden waren, wurde überprüft, wie groß die Differenz zwischen gegebenem und nachträglich anhand der Formel ermitteltem aschefreiem Energiegehalt wäre: in 87 % der Fälle betrug sie weniger als 1 % des gemessenen Wertes, in 43 % sogar weniger als 0,1 %, der Unterschied lag also innerhalb der Meßungenauigkeit des Gerätes.

In 39 % der Untersuchungen war entweder der Aschengehalt oder sowohl der Rohenergiegehalt als auch der auf aschefreie Trockensubstanz bezogene angegeben, woraus der Aschenanteil der Proben berechnet werden konnte. In 51 % der Arbeiten wird nur der auf Gesamttrockengewicht bezogene Brennwert genannt, in den restlichen 10 % nur der auf aschefreies Trockengewicht bezogene, so daß 7583 Rohenergiegehalte, aber nur 3872 aschefreie Energiegehalte und 2792 Aschengehalte erfaßt sind.

Phytochemische Konstitution: Von großer Bedeutung für eine kausale Interpretation des Energiegehaltes pflanzlicher Substanz wären genaue qualitative und quantitative Angaben über Inhaltsstoffe, insbesondere solche mit hohem Brennwert (Tab. 1). Von einigen Autoren wurde auch die Möglichkeit genützt, über den Energiegehalt der Hauptkonstituenten zum Energiegehalt der jeweiligen Pflanze zu gelangen (BOYD & GOODYEAR, 1971; LIETH, 1975; KULL, 1981; DIAMANTOGLOU & KULL, 1982). Erstaunlicherweise stellte sich heraus, daß es reichlich Untersuchungen gibt, in denen sowohl Energieäquivalente der organischen Trockensubstanz als auch quantitative Bestimmungen von Stoffklassen wie z. B. Proteine, Fette, Kohlenhydrate und Zellwandsubstanzen erfaßt worden sind; von 12 bis 15 % der Autoren wurden zumindest eine der obgenannten Stoffgruppen untersucht, von 8 % alle. Diese Untersuchungen wurden aber fast immer im Zusammenhang mit ernährungsphysiologischen Fragestellungen an *Mischproben* ausgeführt. So wichtig und erfolgversprechend es wäre, Korrelationen zwischen Energiegehalt

Tab. 1: Energiegehalte pflanzlicher Inhaltsstoffe
(Nach Angaben bei PAINE, 1971, und LIETH, 1975)

Pflanzenstoffe	Energiegehalt (kJ . g^{-1})
Oxalsäure	2,9
Harnsäure	3,8
Glycin	8,7
Malat	10,0
Pyruvat	13,2
Glucose	15,5
Stärke, Cellulose	17,6
Proteine	23,0
Lignin	26,4
Lipide	38,9
Terpene	46,9

und insbesondere Produkten des Sekundärstoffwechsels aufzustellen, mußte diese Absicht am Mangel geeigneter Informationen scheitern: nur 3 % der Autoren legen spezifizierte Bestimmungsergebnisse vor. Eine Aussage, die über die Banalität hinausginge, daß fett- und harzreichere Organe zugleich energiereicher sind, ist daher nicht möglich. Jedoch wurde bei der Datenaufnahme vermerkt, welche Literaturquellen brauchbare Angaben über Inhaltsstoffe enthalten.

Pflanzennamen und systematische Zugehörigkeit der Arten: Der Pflanzenname wurde vollständig mit Sorten- bzw. Varietätsbezeichnung aufgenommen. War nur der Gattungsname angegeben und handelte es sich deutlich erkennbar um eine einzige Art, so wurde die Bezeichnung „sp." mit einer fortlaufenden Nummer versehen, um verschiedene Arten derselben Gattung unterscheidbar zu machen. So gaben z. B. vier Autoren Brennwerte für *Populus* sp. an; die jeweiligen Proben wurden daher mit „*Populus* sp. 1" bis „*Populus* sp. 4" bezeichnet.

Alle Pflanzennamen wurden überprüft und wenn notwendig auf den neuesten Stand gebracht. Als Nachschlagewerk diente das Handwörterbuch der Pflanzennamen von ZANDER (1984). Von 5,4 % der Gattungen und 14,2 % der Arten hatte sich jeweils bei der Hälfte die Schreibweise geändert, 14 Gattungs- und 43 Artnamen waren seit Veröffentlichung der Originalarbeit völlig anders geworden. Probleme ergaben sich bei Arten, die mittlerweile ganz oder teilweise einer oder mehreren anderen Gattungen zugeordnet wurden. Diese Arten wurden unter dem Namen aufgenommen, unter dem sie in der Originalarbeit aufscheinen.

Die taxonomische Gliederung wurde für die Kryptogamen und die Gymnospermen nach MÄGDEFRAU (1978), für die Angiospermen anhand des chemotaxonomische Eigenschaften berücksichtigenden Systems nach DAHLGREN (1977) vorgenommen. Die Zuordnung der Phanerogamen erfolgte aufgrund von Angaben im Syllabus der Pflanzenfamilien (MELCHIOR & WERDERMANN, 1954, 1964), bei WILLIS (1973), ZANDER (1984) und in schwierigen Fällen anhand des INDEX KEWENSIS

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 2: Auflistung aller zumindest einmal erfaßten Organe bzw. Organteile

Ganze Pflanzen
+ Einzeller (Bakterien, Algen)
+ Thallöse Algen
+ Moose
+ Flechten
– Kormophyten

Thallusteile und reprod. Organe von Kryptogamen
+ Lamina einer Alge
+ Haftscheibe einer Alge
+ Stiel einer Alge
+ Stiel mit Schwimmblasen
+ Sporophyll einer Alge
+ Mooskarpogonium
+ Fruchtkörper eines Pilzes

Blüten
+ Einzelblüte, Blütenstand
+ männliche Blüte
+ weibliche Blüte
– Blütenstiel
– Perianth
– Kelchblätter
– Deckblatt
– Blütenachse
– Blütenboden
– Staub- und Fruchtblätter
– Antherenwand
– Pollen
– Samenanlagen und Placenta
– Ovarwand und Septen

Früchte
+ Frucht, Fruchtstand
– Fruchtschale
– Fruchtfleisch
– Fruchtschuppen

Samen und Sporen
+ Pilzsporen
+ ganze, reife Samen
– ganze, unreife Samen
– Samenschale
– Embryo und Endosperm

Blätter
+ Blätter (ohne nähere Angaben)
+ unreife Blätter
+ einjährige Blätter
+ mehrjährige Blätter
+ reife Blätter
+ Primärblatt
+ erstes Folgeblatt
+ zweites Folgeblatt
+ Blattspreite
– Blattstiel
– Blattscheide
– Blatthaare

Sproßachsen
+ krautige Sproßachsen
+ verholzende Basis von Stauden
+ einjährige holzige Sproßachsen
+ mehrjährige holzige Sproßachsen
+ Zweig
+ Ast
+ Stamm

Xylem
+ Xylem (ohne nähere Angaben)
+ Zweigholz
+ Astholz
+ Stammholz
– Saftholz
– Kernholz

Rinde
+ Rinde (ohne nähere Angaben)
+ Zweigrinde
+ Astrinde
+ Stammrinde

Besondere Sproßteile
– Sproßknospen
– Blütenknospen
– Knospenschuppen
– Stacheln
– Dornen
– Hypokotyl
+ oberirdische Ausläufer
– Sproßgallen

+ kann einem Organ oder Organteil zugeordnet werden, geht in sämtliche Auswertungen ein
– schwer zuordenbar, geht nur in die Organvergleiche und in die Häufigkeitsverteilung aller Werte ein

Wurzeln

+ Wurzeln (ohne nähere Angaben)
+ Feinwurzeln
+ einjährige Wurzeln
+ mehrjährige Wurzeln
+ holzige Wurzeln
+ Speicherwurzeln
– Wurzelholz
– Wurzelrinde
– Wurzelknöllchen

Rhizome

+ Rhizome (ohne nähere Angaben)
+ einjährige Rhizome
+ mehrjährige Rhizome
+ unterirdische Sproßknollen
+ Zwiebeln
+ Tochterzwiebeln
– Rhizomknospen

Streu

+ Streu
– Streu, Zersetzungsreihe

Mischproben

+ Oberird. veget. u. reprod. Organe
+ Sproßachsen und reprod. Organe
+ diesjähriger oberirdischer Zuwachs
+ mehrjähriger oberirdischer Zuwachs
– Blüten, Früchte, Samen
+ lebende Wurzeln und Rhizome
– unterirdische Teile, lebend oder tot

Anhaftend tote Organe

+ Mischproben
+ anh. toter krautiger Sproß
+ anh. toter holziger Sproß
+ anh. tote Blätter
– anh. tote Blattspitzen
– anh. tote Blattscheiden
+ „frisch gefallene Blätter"
+ „grün fallende Blätter"
+ „braun fallende Blätter"
+ anh. tote Blüten
– anh. tote Blütenstiele

+ kann einem Organ oder Organteil zugeordnet werden, geht in sämtliche Auswertungen ein
– schwer zuordenbar, geht nur in die Organvergleiche und in die Häufigkeitsverteilung aller Werte ein

(1893–1981). Für Algen wurde IRVINE & PRICE (1978), für Pilze GAMS (1967) und für Flechten und Moose die Zuordnung in den Originalarbeiten verwendet.

Pflanzenteile: Zur Identifikation der untersuchten Pflanzenteile wurde zunächst eine Liste von Ordnungsbegriffen erstellt, denen die exzerpierten Energiewerte zugeteilt werden sollten (Tab. 2). Die Tabelle ist in Organe, Organteile und in einigen Fällen auch Gewebe gegliedert, um die in den Originalarbeiten erfolgte Differenzierung beizubehalten. Eine so genaue Unterteilung ist zwar für die Ermittlung der Assimilatverteilung innerhalb einer Pflanze notwendig, Vergleiche zwischen Wuchsformen bzw. taxonomischen Gruppen können jedoch nur anhand analoger Pflanzenteile gemacht werden. Knospen, Blattstiele, Blattscheiden u. ä. oder nur in bestimmten Pflanzengruppen vorkommende Ausformungen wie Haftscheiben und Schwimmblasen von Braunalgen wurden unter der Kategorie „selten untersuchte Pflanzenteile" zusammengefaßt. Vergleiche zwischen Pflanzengruppen sind für diese Teile selbstverständlich nicht möglich.

Häufig wurden Energiewerte für Mischproben aus verschiedenen Pflanzenteilen bestimmt; um solche schwer einstufbaren Meßwerte nicht ganz zu vernachlässigen, wurden sie zwar berücksichtigt, aber gesondert ausgewertet. Die Kategorien „anhaftend tote Teile" und „Streu" wurden

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

genau unterteilt, damit jeder lebende Pflanzenteil mit demselben anhaftend toten sowie dessen Streu (nach verschieden starker Zersetzung) verglichen und nicht der Mittelwert aller lebenden Organe dem Mittelwert aller toten Organe gegenübergestellt wird. Werte für die Streu von Wäldern werden häufig angeboten, sie wurden aber nur dann aufgenommen, wenn die Streu nach Pflanzenarten sortiert worden war.

Wuchsformen und Lebensformen: Aus den Ergebnissen einer früheren Sichtung von Energiewerten pflanzlicher Substanz (LARCHER, 1973) war zu erwarten, daß sich neben der chemischen Zusammensetzung der Pflanze vor allem die Wuchsform und morphologische Eigentümlichkeiten im Zusammenhang mit der Lebensweise der Pflanze auf die Energiespeicherung auswirken würden. Aus dem Gliederungsschema in der Tabelle 3 geht hervor, daß zunächst nach der Organisationsstufe (Thallophyten und Kormophyten) und, unter den Sproßpflanzen, nach dem Verholzungsgrad unterschieden wird, sodann ökomorphologische Varianten wie Epiphyten, Sukkulenten, Sumpf- und Wasserpflanzen oder RAUNKIAERSCHE Lebensformtypen in die Untergliederung eingehen. Durchschlagende systematische Merkmale der Monocotylen und der Gymnospermen werden in der Gliederung ebenfalls berücksichtigt.

Tab. 3: Unterteilung der Wuchsformen und Lebensformen

Einzeller
Prokaryonten
Einzellige Eukaryonten

Thallophyten
Thallöse Algen
Pilze
Flechten
terrestrisch
epipetrisch
epiphytisch
Moose
terrestrisch
epiphytisch
Wassermoose

Krautige Kormophyten
Landpflanzen
Graminoide Pflanzen
einjährige Gräser
mehrjährige Gräser
Dicotyle Kräuter
einjährige Kräuter
mehrjährige Kräuter
Polsterpflanzen
Geophyten
Sukkulenten
krautige Sukkulenten
verholzende Sukkulenten
Epiphytische Kräuter
Sumpf- und Wasserpflanzen
helophytische Gräser
helophytische Kräuter
submerse Wasserpflanzen
Schwimmblattpflanzen

Holzpflanzen
Gymnospermen
immergrüne Coniferen
saisongrüne Coniferen
Dicotyledone Holzpflanzen
Bäume und Sträucher
immergrün
saisongrün
Zwerg- und Kleinsträucher
immergrün
saisongrün
Halbsträucher
immergrün
saisongrün
Rutensträucher
Lianen
immergrün
saisongrün
Verholzende Megaphyten
Baumfarne
Riesenrosettenpflanzen
Monocotyledone Holzpflanzen
Palmen
Bambus
Sonstige

Ob Holzpflanzen immergrün oder saisongrün sind, ließ sich in den meisten Fällen ermitteln. Tropische Bäume können aber, wenn sie in den Subtropen vorkommen, zu Anfang der trockenen Jahreszeit ihre Blätter abwerfen. Es war also nicht immer klar, und darüber geben auch Nachschlagewerke nur in den seltensten Fällen Auskunft, ob bestimmte Arten eines tropischen Regenwaldes als immergrün einzustufen sind. Da solche Blattproben jedenfalls von immergrünen *Individuen* stammten, umschließt die Kategorie „immergrüne Bäume und Sträucher" genaugenommen immergrüne und fakultativ immergrüne Arten. Zusätzlich zur Auftrennung in immergrüne und saisongrüne Arten erschien es zweckmäßig, die immergrünen ihrerseits in sklerophylle und in malakophylle Pflanzen aufzuteilen: weichlaubige immergrüne Blätter sind bezüglich des Energiegehaltes den saisongrünen Blättern ähnlicher als immergrünem Hartlaub. Nur ausgesprochen ledrige, steife, sklerenchymreiche Blätter wurden als sklerophyll eingestuft. Nadeln und ericoide Blätter können mit breitblättrigem Hartlaub zusammengefaßt werden.

Es muß betont werden, daß die von uns gewählte Gruppierung ausschließlich im Hinblick auf die Sortierung von Energiedaten gewählt ist und keinerlei darüber hinausgehenden Zusammenhang mit anderen Fragestellungen implizieren soll. Insofern spielt es auch keine Rolle, wenn sich verschiedene Aspekte (z. B. spezifische Gestaltausprägung, Standortspräferenz) überkreuzen. Durch die EDV-gerechte Speicherung läßt sich bei Bedarf jegliches Kriterium separat auswerten. Es mußte nur sichergestellt werden, daß keine Abgrenzung, die möglicherweise die Auswertung der Energiedaten beeinflussen könnte, vergessen worden war.

Angaben zur Wuchsform und Lebensform waren in den Originalarbeiten selten zu finden. Soweit die Zuordenbarkeit nicht von vornherein klar war, wurde in ZANDER (1984) und in Regionalfloren nachgeschlagen. Manchmal wurden auch die Autoren der Originalarbeiten befragt.

Entwicklungszustand: Über den Entwicklungs- und Aktivitätszustand der untersuchten Pflanzen waren nur selten Angaben zu finden; wo vorhanden, wurden diese nach dem in Tab. 4 ausgewiesenen Schlüssel gespeichert. Überall dort, wo keine Bemerkungen zum Entwicklungszustand der Pflanzen zu finden waren, wurde davon ausgegangen, daß die Messungen an adulten, vegetativen Exemplaren erfolgten.

Tab. 4: Einteilung der Entwicklungszustände

Vegetative Phasen	**Reproduktive Phasen**
Austrieb	Blühphase
Oberirdische Organe austreibend	Blütenknospen
Wurzelaustrieb	blühend und austreibend
	verblüht
Hauptwachstumsphase	
Seneszenz	
Laubverfärbung	Fruchtbildung
Ruhepause	Pflanze fruchtend
Ruhepause der oberirdischen Organe	Samen unreif
Ruhende Wurzeln	Samen reif

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der Veränderung des Energiegehalts während der ersten Tage nach der Keimung war eine Untersuchung von BOLHÁR-NORDENKAMPF & ZAHRL (1984) gewidmet. KOMÁREK & PŘIBIL (1968) bearbeiteten die einzelnen Stadien eines Entwicklungszyklus der Grünalge *Scenedesmus quadricauda.* KAUL & VASS (1972) und DE ASSIS ESTEVES (1979) verglichen juvenile, adulte und seneszente Individuen von Süßwasserkormophyten, DE LA CRUZ & GABRIEL (1974) taten dasselbe bei Salzmarschgräsern.

Vergleiche zwischen vegetativen, reproduktiven und ruhenden Stadien einzelner Pflanzenarten finden sich für dicotyle Kräuter bei KIECKHEFER (1963), BRZOSKA (1971, 1973), ECKARDT et al. (1971) und CASPERS (1976), für mediterrane Hartlaubgewächse bei THOMASER (1975), für alpine Zwergsträucher bei SCHMIDT (1974).

Werden derartige Untersuchungen an Freilandpflanzen gemacht, so sind die endogen gesteuerten Ablaufmuster der Assimilatspeicherung und die Verwendung der Speicherstoffe mehr oder weniger von Reaktionen des Energiehaushaltes auf Witterungseinflüsse überdeckt, wie sich anhand der Ergebnisse in ROCHOW (1969), BRZOSKA (1971), SCHMIDT (1974), ZACHHUBER (1975) und LARCHER & THOMASER-THIN (1988) zeigen läßt.

Untersuchungen über den Energieaufwand für vegetative bzw. sexuelle Vermehrung wurden von EVENSON (1983) in einem Übersichtsreferat zusammengefaßt. Die dort genannten Autoren geben jedoch bis auf HARPER & OGDEN (1970) und OGDEN (1974) den Energiegehalt der Pflanzenteile in Prozent des Energiegehaltes der ganzen Pflanze an, so daß ihre Werte mit den von uns gesammelten nicht vergleichbar sind.

Geographische Herkunft: Soweit feststellbar, wurden die geographischen Koordinaten für den Fundort der Pflanzen auf dem Datenträger gespeichert. Es ergab sich, daß die meisten Sammelstellen zwischen dem 30. und dem 50. Breitengrad lagen, wobei mehr als 90 % der Energiewerte von nordhemisphärischen Standorten stammen.

Die Meereshöhe der Fundstelle konnte bei 37 % der Standorte der Beschreibung entnommen werden, in 10 Arbeiten war die Untersuchung der Auswirkung des Höhengradienten auf den Energiegehalt gewidmet. Die Höhenlage von Orten, für die vom Autor die Seehöhe nicht angegeben war, wurde so gut als möglich aus Lexika und Atlanten eruiert.

Einfluß von Umweltfaktoren: Im Interesse einer Auswertbarkeit der Daten im Hinblick auf den großräumigen Einfluß des Klimas wurde die Zugehörigkeit der untersuchten Pflanzen zu einer bestimmten Klimazone anhand des Klima-Atlas von WALTER & LIETH (1960) ermittelt und vermerkt. Im Klima-Atlas werden für Höhenlagen oberhalb der Waldgrenze eigene Kennzeichnungen verwendet, es steht aber in Klammern immer auch die Kennzahl des dazugehörigen Niederungsklimas dabei, um anzudeuten, daß das Gebirgsklima eine Sonderform des jeweiligen Regionalklimas darstellt. Dementsprechend wurde bei der Datenspeicherung vorgegangen. Das Gliederungsschema und die Verteilung der Meßdaten auf die einzelnen Klimazonen ist aus der Tabelle 5 ersichtlich.

Auskunft über das Standortklima und den Witterungsverlauf vor der Probenentnahme war nur sehr wenigen Publikationen zu entnehmen. Wie die Beobachtungen von MALONE (1968), BRZOSKA (1969) und SCHMIDT (1974) zeigen, könnte es aufschlußreich sein, Aufzeichnungen über Kälteeinbrüche und/oder Schönwetterperioden zu verwerten, um zu wissen, ob die Witterung im Entnahmejahr dem Durchschnitt entsprach oder ob sie außergewöhnlich war. Den Ergebnissen von ZACHHUBER (1975) ist zu entnehmen, daß Energiegehalte gleicher Organe derselben Arten im selben phänologischen Zustand verschieden sein können, wenn sie in zwei verschiedenen Jahren bestimmt wurden.

Tab. 5: Verteilung der Meßdaten auf die einzelnen Klimazonen. Relative Häufigkeit in Prozent aller erfaßten Werte. EGT = Rohenergiegehalt, EAF = aschefreier Energiegehalt, AG = Aschengehalt.

	Festland			Wasser		
Klimatyp	EGT	EAF	AG	EGT	EAF	AG
Tropisch äquatorial	6,2	13,9	17,6	0,1	0,1	0,2
Monsunklima	3,3	5,7	7,6	5,4	5,6	3,8
Subtropisch arid	0,8	1,3	1,4	1,0	5,0	1,4
Etesienklima	11,1	14,7	16,3	1,1	1,0	1,0
Warm temperat	5,2	8,7	11,6	43,9	44,3	54,8
Ozeanisch temperat	58,6	34,8	28,7	35,0	31,9	23,0
Kontinental temperat	4,6	4,8	4,4	12,5	12,1	15,8
Boreal	2,9	1,2	0,6	1,0	–	–
Arktisch	7,3	14,8	11,8	–	–	–

Über den Einfluß von Standortfaktoren auf den Energiegehalt von Pflanzen berichten einige wenige Autoren aufgrund von Beobachtungen bzw. Versuchen am Standort, in Versuchsgärten oder im Laboratorium: Strahlung (LONG, 1934; KAUL & VASS, 1972; RUNGE, 1973; PAPP, 1975; STEUBING et al., 1979), Tageslänge (LONG, 1934; HEHL & KRANZ, 1972), Temperatur (KOMÁREK & PŘIBIL, 1968; SCHMIDT, 1974; CASPERS, 1975; DEMYANOV, 1981), Wasserversorgung (MALONE, 1968; CASPERS, 1977; KINGSOLVER, 1982), Salinität (BERGER et al., 1978; KINGSOLVER, 1982), Parasitenbefall (STINNER & ABRAHAMSON, 1979; HARTNETT & ABRAHAMSON, 1979; BILGRAMI et al., 1979), sowie menschliche Einflüsse, wie Düngung (LONG, 1934; RUNGE, 1973; TÂCU & CARDAŞOL, 1979), Eutrophierung (PAINE & VADAS, 1969; LITTLER & MURRAY, 1978), Weidenutzung (COOK & GOEBEL, 1962), und Immissionen (JORDAN, 1971; MAIER et al., 1979, 1980; PRASAD & RAO, 1981).

Um auszuschließen, daß die durch Einwirkung einer Versuchsgröße veränderten Energiewerte bzw. Aschengehalte in die Mittelwerte anderer Gruppierungen eingingen, wurde bei jedem Datensatz vermerkt, ob er von einer Versuchs- oder von einer Kontrollpflanze stammte.

Pflanzenformationen und Vegetationstypen: Die Benennung und Gruppierung der Pflanzenbestände, aus denen die Untersuchungsobjekte stammen, erfolgte in vereinfachter Weise entsprechend der Klassifikation von ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967). Unterteilungskriterien sind die dominierende Wuchsform, die Klimaregion und edaphisch bestimmte Standorteigenschaften. Zusätzlich wurde eine Rubrik für Pflanzen unter künstlichen Anzuchtbedingungen eingerichtet. Das von uns verwendete Einteilungsschema (Tab. 6) strebt weder Vollständigkeit noch Ausschluß von Überschneidungen an, es soll nur als Sortiermerkmal dienen. Dank der groben Gruppierungen war eine nahezu vollständige Zuordnung der Daten möglich. Durch Kombination der Informationen in der Originalarbeit mit Beschreibungen der Formations- und Vegetationstypen bei WALTER (1962, 1968) und ELLENBERG (1986) konnten fast alle Herkünfte klassifiziert werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 6: Zuordnung der erfaßten Pflanzenbestände zu den Vegetationstypen nach ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967)

Wald
Immergrüner Wald
Laubwald
Mischwald
Holzplantage

Buschland
Hartlaubgebüsch
Saisongrünes Gebüsch

Strauchheiden
Mediterrane Strauchheide
Atlantische Heide
Alpine Zwergstrauchheide
Arktische Zwergstrauchheide
Paramos

Grasland und Kulturland
Grassavanne, Prärie
Wiese, Weide, alpine Matte
Brachlandvegetation
Kulturpflanzenbestand
Zierpflanzenbestand

Vegetation feuchter Standorte
Staunasse Wiese
Schneetälchenvegetation
Ufervegetation
Salzmarschflur
Bruchwald

Offene Vegetation
Trockenwüste
Steinschuttflur
offene Hochgebirgsvegetation
polare Wüste

Süßwasservegetation
Süßwassermakrophyten
(submers, emers)

Maritime Pflanzenbestände
Tange
Seegraswiese

Wildpflanzen unter Kulturbedingungen
Institutsgarten, Park
Glashaus, Klimakammer, Labor

3. Datenüberprüfung

3.1 Probenbehandlung und Meßtechnik

Eine Auswertung gesammelter Meßergebnisse, die von verschiedenen Autoren mit zum Teil verschiedenen Methoden gewonnen wurden, kann nur dann zu vertrauenswürdigen Aussagen führen, wenn alle aufgenommenen Daten und Parameter sorgfältig überprüft und entsprechend gekennzeichnet sind. Niedrige Energiebeträge, sehr stark streuende Meßwerte und große Unterschiede zwischen Ergebnissen mehrerer Autoren für dasselbe Organ derselben Art von ähnlichen Standorten, einige Male sogar vom gleichen Standort, werfen die Frage auf, wie Daten ausgeschlossen werden können, die durch Fehler bei der Behandlung der Proben von der Entnahme bis zur Messung beeinflußt sind. Eine erste Voraussetzung für die Beurteilung der Vorgangsweise der einzelnen Autoren ist die gründliche Kenntnis möglicher Fehlerquellen bei der kalorimetrischen Bestimmung von Energieäquivalenten. Hiezu wurden eigene Experimente an verschiedenen Organen krautiger und holziger Pflanzen durchgeführt, wobei besonders auf die Auswirkung verschiedener Vorgangsweisen und die Grenzen der Meßgenauigkeit, sowohl bei der Bestimmung des Energiewertes als auch des Aschengehalts, geachtet wurde.

Eine kritische Datenüberprüfung muß herausfinden, inwieweit sich der jeweilige Autor der Fehlermöglichkeiten bewußt war und wie er diese

Fehler zu vermeiden suchte. Dies sollte aus seiner Beschreibung von „Material und Methode" hervorgehen, was leider nicht bei allen Veröffentlichungen der Fall war. Immerhin enthielten 78 % der Arbeiten eine Beschreibung der Probenvorbereitung und der kalorimetrischen Bestimmung, manchmal auch der Veraschung.

Transport von der Sammelstelle zum Labor: Wasserpflanzen werden üblicherweise in Gefäßen, terrestrische Pflanzen in Plastiksäckchen transportiert. ALLEN (1974) empfiehlt Papiersäcke, da sich Pflanzen in Plastiksäcken erwärmen können, wodurch es zu vermehrter Atmung und entsprechend größeren Substanzverlusten kommt. Unterirdische Pflanzenteile werden im Aushubmaterial ins Labor gebracht und erst dort von der Erde getrennt. Um die Stoffwechselvorgänge in den noch lebenden Pflanzen zu verlangsamen, wurden sie manchmal gekühlt. Gelegentlich wurden die Proben schon am Standort getrocknet, was allerdings nur dann vorteilhaft ist, wenn ihnen keine Erdklümpchen anhaften.

Nur 9 % der überprüften Arbeiten enthielten Angaben, die darauf schließen ließen, daß umsichtig genug vorgegangen wurde. Noch seltener sind Bemerkungen darüber, ob, wie lange und auf welche Weise die Proben bis zur Brennwertbestimmung aufbewahrt wurden. Offenbar gaben die meisten Autoren sofort nach Eintreffen im Laboratorium das Material in den Trockenschrank; nur fünf lagerten es einige Zeit kühl (+ 4, 0, −18, −22° C, einer ohne nähere Angabe) und dunkel.

Reinigung der Proben: Ob die Pflanzenproben gewaschen wurden, wird in den seltensten Fällen erwähnt. Eine gründliche Reinigung vor dem Einstellen in den Trockenschrank ist jedoch unerläßlich, da sonst der austretende Zellsaft mit anhaftenden Bodenteilchen verklebt, was eine unvollständige Verbrennung und eine Erniedrigung des Energiewerts, auch des aschefreien, zur Folge hat. Auch Meeresalgen, Seegräser und Salzmarschpflanzen müssen gründlich gewaschen werden, wobei das anhaftende Salz entfernt werden soll, ohne die Zellen zum Zerplatzen zu bringen. BIRCH (1975) unternahm zur Lösung dieses Problems Vorversuche. Er stellte fest, daß 2 Minuten ausreichen, um anhaftendes Salz durch Waschen unter fließendem Wasser zu entfernen, ohne das Gewebe zu schädigen. Anhaftende einzellige Algen und Protozoen mit Kalk- und Kieseleinlagerungen, die den sehr hohen Aschengehalt und die damit verbundene schlechte Brennbarkeit der Meerespflanzen bedingen, bleiben aber haften. Diese Epiphyten lassen sich nur unter dem Stereomikroskop in einem sehr aufwendigen Arbeitsvorgang und nicht ohne Schädigung des Gewebes entfernen.

Trocknung: Die Verarbeitung des Pflanzenmaterials umfaßt zwei Trocknungsschritte: eine Vortrocknung unmittelbar nach der Reinigung der Pflanzen und eine Nachtrocknung unmittelbar vor dem Wägen und Verbrennen der Probe. Die Vortrocknung bewirkt eine schnelle Abtötung des Materials, verhindert so eine Veränderung der stofflichen Zusammensetzung während der Lagerung und erleichtert außerdem das

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Pulverisieren der Proben. Die Nachtrocknung entfernt das beim Lagern und beim Pulverisieren aus der Luftfeuchtigkeit aufgenommene Wasser. Bei diesem Trocknungsschritt wird Gewichtskonstanz abgewartet.

In 68 % der Arbeiten sind Hinweise auf die Art der Trocknung zu finden, nur 10 % der Autoren differenzierten jedoch in Vor- und Nachtrocknung und betonten die Notwendigkeit der letzteren.

In 142 Fällen erfolgte die Trocknung in einem ventilierten Thermostaten, sonst in einem Vakuumofen (4), bei Hitze über $CaCl_2$ (7), durch Gefriertrocknung (3) oder langsam an der Luft (6). MORRISON (1980) legte gefriergetrocknete Pflanzen anschließend in einen 100°C heißen Ofen, da Vorversuche ergeben hatten, daß durch Gefriertrocknen nur 98 % des Wassers entfernt wird. Auch PAINE (1971) stellte fest, daß der Energiegehalt ofentrockenen Materials um ca. 3 % höher ist als jener der gefriergetrockneten Proben.

Die Trocknungstemperatur sollte hoch genug sein, um die Zellen abzutöten, andererseits so niedrig sein, daß energiereiche Inhaltsstoffe möglichst nicht entweichen. Die Temperatur und die Dauer der Trocknung wurde in 149 Fällen angegeben. Einige Autoren trockneten Algen, Blüten oder Samen bei 40 bis 50° C, andere erhitzten dasselbe Material auf 80, 90 oder gar 105° C, ohne daß ein Einfluß auf die Energiegehalte erkennbar wäre. Es handelte sich hiebei offensichtlich um Pflanzen mit einem geringen Gehalt an ätherischen Ölen. Die am häufigsten angewendeten Temperaturen waren 80 und 85° C (35 %), am zweithäufigsten wurde bei 100 bis 105° C getrocknet (27 %), an dritter Stelle wurde 60° C (13 %) gewählt. Zwei Autoren heizten den Ofen zuerst eine Stunde auf 105° C auf, um dann bei 80° C Gewichtskonstanz abzuwarten. 47 Autoren gaben an, auf Gewichtskonstanz getrocknet zu haben, 67 weitere nennen die Trocknungsdauer, bei 23 % der Autoren fehlten diesbezügliche Angaben.

LONG (1934), CUMMINS & WUYCHECK (1971), PAINE (1971), RUNGE (1973) und weitere elf Autoren empfehlen auch noch, das auf Gewichtskonstanz getrocknete Prüfgut in einem Exsikkator auf Raumtemperatur abkühlen zu lassen, um eine Wasseraufnahme beim Wägen und bis zur Verbrennung zu verhindern. KARSCHON et al. (1980) bestimmten statt dessen die Wasseraufnahme einer Kontrolltablette und korrigierten das Trockengewicht der verbrannten Tabletten um den entsprechenden Wert.

Herstellung homogener und leicht handhabbarer Proben: Um möglichst homogene Parallelen für die Energie- und Aschengehaltsbestimmung zu erhalten und eine vollständige Verbrennung zu erleichtern, ist es in der Regel notwendig, die getrockneten Proben in einer Analysenmühle zu feinem Pulver zu mahlen. Nur zwei Autoren verbrannten ganze Samen, einer Holz- und Rindenstückchen. Das Pulver wurde meist zu Tabletten gepreßt (von zwei Drittel der Autoren, die diesbezügliche Angaben machten) oder in Gelatine- oder Acetobutyratkapseln bekannten Energiegehaltes eingefüllt.

Um die Brennbarkeit der Tabletten oder Kapseln zu verbessern und die Berührungsfläche mit dem Zünddraht zu vergrößern, wurde dem Pflanzenpulver von drei Autoren Benzoesäure beigemischt, von zweien im Verhältnis 1 : 1, der dritte mischte fünf Teile Benzoesäure mit einem Teil pulverisierter Pflanzenprobe. EGUNJOBI (1971) verwendete MgO und Na_2CO_3, über deren Zweck er jedoch keine Angaben machte und die auch nirgends sonst erwähnt werden. Erfahrungen, Fehlermöglichkeiten, u. ä. wurden von keinem der Autoren diskutiert.

Eichung des Kalorimeters: Der Brennwert einer Probe ist direkt proportional dem Temperaturanstieg des Innenkesselwassers nach der Zündung. Der oft als „Wasserwert" bezeichnete Proportionalitätsfaktor ist die Wärmekapazität des Kalorimetersystems, also jene Wärmemenge, die notwendig ist, um die Temperatur des Kalorimetersystems um 1 K zu erhöhen. Der „Wasserwert" wird durch Verbrennen einer Substanz mit bekanntem Brennwert ermittelt. Von den möglichen Eichsubstanzen Naphthalin, Rohrzucker und Benzoesäure (LONG, 1934) wird in neuerer Zeit fast ausschließlich letztere verwendet. BHATTY & WU (1974) fanden nach Eichung eines ballistischen Kalorimeters mit Saccharose einen um 13 % niedrigeren „Wasserwert" als mit Benzoesäure.

Durchführung der Verbrennung: Der eigentliche Meßvorgang birgt keine Fehlerquellen und kann den Bedienungsanleitungen der Herstellerfirmen sowie den ausführlichen Beschreibungen bei PAINE (1971) und RUNGE (1973) entnommen werden.

Berücksichtigung von Korrekturfaktoren: Eine Zünddrahtkorrektur wurde von allen Autoren vorgenommen. Der Fehler, der durch Unterlassung entstünde, ist allerdings sehr gering: Selbst wenn der ganze, üblicherweise 10 cm lange Zünddraht verbrennen würde, wenn also infolge seines Brennwertes von 6,28 $J \cdot cm^{-1}$ zusätzlich zur Wärmeabgabe der Probe noch 62,8 J frei würden, wäre dieser Unterschied zwischen gemessenem und tatsächlichem Energiegehalt der Probe immer noch kleiner als der geringste von einem Autor angegebene Unterschied zwischen zwei Parallelproben (80 J).

Bei Verbrennung pflanzlicher Substanz unter erhöhtem Sauerstoffdruck entsteht aus Stickstoffverbindungen Salpetersäure, der freigewordene Schwefel bildet Schwefelsäure. Der durch den Wärmeumsatz für diese Reaktion entstehende „Säurefehler" in der Berechnung des Energiegehalts der Probe wurde von 45 Autoren angesprochen. PAINE (1971) nennt die verwendeten Korrekturfaktoren, 34 Autoren korrigierten um den „Säurefehler", die übrigen beriefen sich auf LIETH (1968) oder auf eigene Vorversuche und erklärten, eine Korrektur sei vernachlässigbar.

Eine weitere Fehlerquelle ergibt sich aus der Oxidation von Oxalaten und Carbonaten im pflanzlichen Material. Die Umwandlung von Ca-Oxalat zu Ca-Oxid ist exotherm (0,26 $kJ \cdot g^{-1}$), die der anderen Oxalate ist endotherm. Geht man wie DARLING (1976) von der Annahme aus, daß Oxalate im Kalorimeter nur zu Carbonaten verbrennen, so müßte eine Pflanze, deren sonstige Inhaltsstoffe 19,0 $kJ \cdot g^{-1}$ freisetzen würden,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

22–25 % Oxalate enthalten, damit ihr Nettoenergiegehalt 14,65 kJ . g^{-1} (siehe Kap. 3.2) unterschreitet. So hohe Oxalatgehalte kommen besonders bei Kakteen vor. PAINE & VADAS (1969) konnten an benthischen Meeresalgen zeigen, daß $CaCO_3$ in Calciumoxid und CO_2 zerfällt und daß infolge gleichzeitiger Reaktionen zwischen den anwesenden Salzen und Säuren der Zerfall von einem Gramm Calciumcarbonat bei der Verbrennung im Kalorimeter nicht, wie zu erwarten, 1,38 kJ, sondern nur 0,586 kJ verbraucht. Eine Korrektur von Brennwerten calciumcarbonatreicher Proben wurde nur von LARKUM et al. (1967) und von PAINE selbst berücksichtigt und erbrachte nicht in allen Fällen plausible Daten.

PAINE (1971) empfiehlt generell, Brennwerte von Proben mit einem Aschengehalt von mehr als 25 % als fragwürdig zu betrachten und von weiteren Berechnungen auszuschließen, da es über das Ausmaß und den Einfluß von Reaktionen, die zwischen den anorganischen Verbrennungsrückständen aufgrund der hohen Temperaturen in der Kalorimeterbombe stattfinden könnten, auch in der chemischen Literatur kaum Hinweise gäbe.

3.2 Bewertung der Meßdaten

Aussonderung zu niedriger Energiewerte: Der auf aschefreie Trockensubstanz bezogene Energiegehalt sollte im Bereich der Energieäquivalente der Hauptbestandteile pflanzlicher Substanz liegen, also zwischen 15,65 kJ . g^{-1} (Glucose) und 39,2 kJ . g^{-1} (Fette und Öle), vielleicht eher in der unteren Hälfte dieses Bereiches. Wir gingen von einer aus 50 % Glucose und 50 % Cellulose bestehenden Probe aus, stellten noch einen durchschnittlichen Aschengehalt von 10 % in Rechnung und bezogen mit ein, daß ein geringer Prozentsatz einer Pflanzenprobe auch aus Substanzen wie z. B. Malat, Harnsäure, Pyruvat, Glycin besteht, deren Verbrennung weniger als 10 kJ . g^{-1} liefert. Man gelangt so zur Annahme, daß ein *nicht durch Meßfehler oder Fehler bei der Probenvorbereitung beeinträchtigter Rohenergiewert über 14,65 kJ . g^{-1} (= 3500 cal . g^{-1}) liegen müßte.*

Energiewerte, die diese ohnehin schon niedrig angesetzte Grenze unterschritten, fanden sich in 64 Veröffentlichungen. Solche als fragwürdig eingestufte Angaben wurden zwar auf dem Datenträger archiviert, aber so gekennzeichnet, daß sie von den Berechnungsprogrammen nicht miteinbezogen werden.

Besonders bei Untersuchungen, die sich mit Meeresalgen, wasserlebenden Kormophyten, Ufervegetation, Salzmarschfluren und Seegraswiesen befaßten, fiel auf, daß mehr als 50 % der Energiedaten unter 14,65 kJ . g^{-1} lagen. Bei diesen Pflanzen bestehen die von BIRCH (1975; siehe Seite 49) und von PAINE (1966, 1971; siehe Seite 51) angesprochenen, aber noch nicht gelösten methodischen Probleme. Weitere 21 Arbeiten enthielten vereinzelte Extremwerte, wobei die fragwürdigen Meßwerte immer Rohenergiegehalte waren. Gab es für dieselbe Pflanzenprobe auch aschefreie Energiegehalte, so lagen diese im Normalbereich, der niedrige

Rohenergiegehalt entstand also eigentlich durch einen hohen Aschengehalt, gekoppelt mit Kohlenhydraten als hauptsächlichem organischem Bestandteil. In weiteren 15 Arbeiten waren die Meßwerte für eine der untersuchten Arten (2), eine Wuchsform (2), ein bestimmtes Organ (8) oder einen Entnahmetermin (1) zu niedrig. MAIER et al. (1979) ermittelten für immissionsgeschädigte Pflanzen überaus niedrige Brennwerte. In der Untersuchung von HEHL & KRANZ (1972) über Veränderungen des Energiegehaltes unter dem Einfluß verschiedener Tagesrhythmen und Lichtqualitäten fielen die Pflanzen der Versuche mit Blaulicht aus der Reihe. Es verbleiben zehn Untersuchungen, bei denen zwischen 10 und 30 % der Rohenergiegehalte zu niedrig waren. Es handelte sich weder um ein bestimmtes Organ noch um eine bestimmte Wuchsform, und wenn aschefreie Energiewerte gemessen worden waren, lagen sie, ebenso wie die Aschenwerte, im Normalbereich.

In einer ersten Auswertung wurde versuchsweise von der Annahme ausgegangen, daß eine Vorgangsweise, die Werte unter 14,65 $kJ \cdot g^{-1}$ hervorbringt, zu einer Unterschätzung aller gemessenen Energiegehalte führen müßte, und daß daher alle Daten der oben besprochenen 64 Veröffentlichungen von der Mittelwertbildung auszuschließen seien. Bei einer zweiten Berechnung der mittleren Energie- und Aschengehalte der einzelnen Organe und Wuchsformen wurden nur die Werte ausgenommen, die unter 14,65 $kJ \cdot g^{-1}$ lagen. Bei der zweiten Berechnung ergaben sich nur für Sumpf- und Wasserpflanzen signifikant niedrigere Energiegehalte bzw. höhere Aschengehalte. Es genügte daher, die oben erwähnten 18 Arbeiten, bei denen mehr als 50 % der Meßwerte als fehlerhaft eingestuft werden mußten, zur Gänze wegzulassen und ansonsten nur die Werte unter 14,65 $kJ \cdot g^{-1}$ auszuschließen.

Insgesamt mußten 450 Rohenergiegehalte, 35 aschefreie Energiegehalte und 320 Aschengehalte (das sind 5,6, 0,9 bzw. 10,3 % der jeweiligen Daten) als fragwürdig ausgeschieden werden.

Abweichungen zwischen Parallelproben: Die Streuung der Parallelen einer Probe wurden von 57 Autoren für jeden einzelnen Meßwert[2] als Standardabweichung, Standardfehler, Varianzkoeffizient oder 95 %-Vertrauensbereich angegeben; weitere 41 Autoren gaben einen mittleren Fehler[3] an oder teilten mit, ab wieviel Prozent Abweichung zweier oder dreier Parallelen die Messung verworfen wurde. Die Standardfehler, Varianzkoeffizienten oder 95 %-Vertrauensbereiche wurden auf die Standardabweichungen umgerechnet und zusammen mit der Anzahl der Parallelproben auf dem Datenträger abgespeichert.

Für die Streuung zwischen den *Brennwerten* einzelner Tabletten oder Kapseln, die von derselben pulverisierten Probe stammten (somit ein Hinweis auf die Meßgenauigkeit des Gerätes), findet sich in der

[2] Meßwert ist bereits Mittelwert aus den Energiegehalten von 2 bis 6 Parallelproben.

[3] Mittlerer Fehler als Mittelwert der Standardabweichungen aller Meßwerte, ausgedrückt in Prozent des mittleren Meßwertes.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bedienungsanleitung der Firma PARR Instruments[4] als Richtwert, daß die Standardabweichung der Parallelproben vom mittleren Energiegehalt 2,25 % dieses Mittelwertes nicht überschreiten sollte. Dies gilt für Rohenergiegehalte ebenso wie für auf aschefreie Trockensubstanz bezogene Meßwerte, da zur Berechnung dieser beiden Größen derselbe bei der Verbrennung im Kalorimeter entstandene Temperaturanstieg verwendet wird. Die Standardabweichung der aschefreien Brennwerte einer Probe müßte daher jener der zugehörigen Rohbrennwerte über den Aschengehalt proportional sein. Dies stimmt nur solange, als vom Gesamttrockengewicht der einzelnen Parallelproben jeweils derselbe, im Muffelofen gewonnene Aschengehalt abgezogen wird. Wird vom Gesamttrockengewicht der einzelnen Stichproben das Gewicht der dazugehörigen Glührückstände abgezogen, so läßt sich die Streuung der aschefreien nicht mehr aus der der Rohenergiegehalte berechnen.

Die von den Autoren angegebenen Streuungsmaße betrugen bis zu 20 %, in einem Fall sogar 63,9 % des jeweiligen mittleren Energiegehaltes der Parallelproben. Mittlere Meßwerte, von denen die Werte der einzelnen Parallelproben um mehr als 5 % abwichen, wurden wie zu niedrige Brennwerte behandelt und von den Berechnungen ausgeschlossen. Zu hohe Streuungen zwischen den Parallelproben waren meist mit zu niedrigen Meßwerten gekoppelt; methodische Probleme wirkten sich also nicht nur auf die Höhe der Meßwerte, sondern auch auf die Größe der Unterschiede zwischen den Energiegehalten mehrerer aus demselben Pulver gepreßten Tabletten aus.

Richtwerte für die Genauigkeit der Bestimmung des *Aschengehaltes* im Muffelofen werden weder von ALLEN (1974) noch von einem der Autoren, die Aschengehalte gemessen haben, genannt. Die Standardabweichung der Meßwerte wurde nur von zehn Autoren angeführt, wobei die Streuung meist 10–15 % des Mittelwertes betrug und kein so deutlicher Zusammenhang zwischen hohen Aschengehalten und hohen Streuungen zu finden war wie bei den Energiegehalten. Aschengehalte mit Standardabweichungen von über 20 % des Meßwertes wurden vorsichtshalber ausgeschlossen, ebenso die anhand dieser Meßwerte errechneten aschefreien Brennwerte.

Vergleichbarkeit der Ergebnisse verschiedener Autoren: Vergleicht man die mittleren Energiegehalte zweier Wuchsformen oder von Pflanzen aus zwei Klimazonen, so vergleicht man meist auch Meßwerte verschiedener Autoren. Daraus ergibt sich die Frage, wie ähnlich die Ergebnisse zweier Autoren am selben Material unter identischen Untersuchungsbedingungen wären. Über eine derartige Überprüfung oder einen Austausch von Referenzproben zwischen Arbeitsgruppen ist in der erfaßten Literatur kein Hinweis zu finden.

Von 179 Arten wurde mindestens ein Organ durch jeweils zwei oder mehrere Autoren bearbeitet. Es ist nicht leicht, den Einfluß des

[4] Parr Instruments Co.: Oxygen bomb calorimetry and combustion methods. Technical Manual No. 130, 1–56. Moline, Illinois, USA, 1960 (aus PAINE, 1971).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 7: Vergleich zwischen Rohenergiegehalten von Samen, die von verschiedenen Autoren an ballistischen bzw. adiabatischen Kalorimetern nach Eichung mit Saccharose bzw. Benzoesäure gewonnen wurden.
× = Mittelwert Rohenergiegehalte, S.D. = Standardabweichung der Parallelproben

Weizen		Gerste		Gerät	Eichsubstanz	Autor
×	S.D.	×	S.D.			
18,32	0,35	18,57	0,48	ballist.	Saccharose	BHATTY & WU (1974)
–	–	17,10	0,18	ballist.	Saccharose	BERDAHL, BHATTY et al. (1976)
20,65	0,40	20,93	0,54	ballist.	Benzoesäure	BHATTY & WU (1974)
17,93	–	–	–	adiabat.	Saccharose	LONG (1934)
17,48	0,22	18,14	0,26	adiabat.	Benzoesäure	BHATTY & WU (1974)
18,47	0,23	–	–	adiabat.	Benzoesäure	COX & WRIGHT (1975)
18,20	–	–	–	adiabat.	Benzoesäure	KENDEIGH & WEST (1965)
–	–	18,42	–	adiabat.	Benzoesäure	PRÉCSÉNYI (1974)
18,84	–	–	–	nicht bekannt	nicht bekannt	GARRETT et al. (1964)
16,58	–	–	–	nicht bekannt	nicht bekannt	SCHMID (1965)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Untersuchers auf einen Meßwert zu erkennen: Die Proben unterscheiden sich bezüglich des Entnahmetermins und oft auch im phänologischen Zustand. Meist stammen sie von verschiedenen Fundorten, manchmal sogar aus einer anderen Klimazone.

Von insgesamt zehn Autoren wurden oberirdische Mischproben von *Phragmites australis* untersucht, sechsmal der Rohbrennwert, achtmal der aschefreie Brennwert. Die von den einzelnen Autoren ermittelten Energiegehalte wichen jeweils um 2,8 % vom Mittelwert aller für oberirdische Mischproben dieser Pflanzenart gemessenen Daten ab. Von 2 Nadelbäumen, 4 Laubbäumen, 4 Zwergsträuchern und 4 mehrjährigen Gräsern wurden mehrere Organe von mindestens zwei Autoren untersucht. Es zeigt sich, daß die Reihung vom energiereichsten zum energieärmsten Organ bei den einzelnen Autoren nicht gleich ist, was jedoch auch durch die zu verschiedenen Jahreszeiten und in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Pflanzen unterschiedliche Assimilatverteilung innerhalb der Pflanze erklärt werden kann. Mittelt man die Werte pro Organ, so können signifikante Unterschiede, die zwischen den Organmittelwerten jedes einzelnen Autors bestehen, verschwinden. Dies war bei 11 der 14 Arten der Fall.

Besonders aufschlußreich sind Untersuchungen an streng vergleichbarem Material, z. B. ruhenden Samen (Tab. 7). Für Weizen und Gerste liegen Energiedaten von verschiedenen Autoren vor, die Abweichungen von durchschnittlich 4–5 %, maximal 12,8 % vom Mittelwert ergeben. Die Werte sind allerdings nicht nur von verschiedenen Autoren, sondern auch mit verschiedenen Kalorimetertypen und unter Verwendung verschiedener Eichsubstanzen gewonnen worden. Die in einem mit Benzoesäure geeichten, adiabatischen Kalorimeter bestimmten Werte für Weizen von BHATTY & WU (1974), COX & WRIGHT (1975) und KENDEIGH & WEST (1965) weichen nur um maximal 3 % vom Mittelwert ab. Solche durch den Experimentator, den Gerätetyp und die Vorgangsweise bedingten Differenzen lassen sich zwar aufzeigen, aber nicht eliminieren.

4. Datenverarbeitung

Um einen ersten Überblick zu gewinnen und um die Zweckmäßigkeit von Gruppierungskriterien zu testen, wurde zunächst ein Teil der Daten über Lochkarten sortiert. Anschließend wurde durch ein provisorisches Computerprogramm eine erste Auswertung versucht. Aufgrund der dabei gewonnenen Erfahrungen erfolgte die endgültige Datenorganisation anhand selbsterstellter FORTRAN-Programme. Zum Sortieren der Daten und für die statistischen Berechnungen wurden am EDV-Zentrum Innsbruck installierte Prozeduren verwendet.

Die Rohdaten sind derzeit unformatiert und binär, also über jede beliebige Rechenanlage einlesbar, auf einem Magnetband abgespeichert, das am Institut für Botanik der Universität Innsbruck aufbewahrt wird. Eine nach Pflanzennamen sortierte Liste der Einzelwerte sowie die im folgenden noch zu besprechenden Mittelwerttabellen liegen in Disketten-

form (lesbar mit IBM-PC und kompatiblen Computern) vor. Nach anderen Kriterien (z. B. Wuchsform, Pflanzenfamilie, Entwicklungszustand der Pflanze, Klimazone usw.) geordnete Listen der Einzelwerte können mit geringem Aufwand aus den Primärdaten angefertigt werden, ebenso können Informationen über bestimmte Arten, Pflanzengruppen, Klimazonen, Entnahmezeiträume usw. ausgedruckt werden.

Berechnung statistischer Kenngrößen: Bei der Bildung von Mittelwerten für bestimmte Gruppierungen wurde nicht von den Einzelwerten ausgegangen, sondern es wurden pro Pflanzenteil jeder Art zuerst Mittelwerte und dann aus diesen Mittelwerten die statistischen Kenngrößen für den Vergleich zwischen Wuchsform, taxonomischen Einheiten usw. gebildet. Pro Gruppe wurden folgende Größen berechnet bzw. erfaßt: Der Mittelwert, die Anzahl der gültigen Einzelwerte, die Standardabweichung, kleinster und größter Einzelwert und für Gruppen mit mehr als 5 Einheiten der 95 %-Vertrauensbereich.

Darstellung der erfaßten und berechneten Energieäquivalente: Die primäre Darstellungsform ist der Ausdruck in *Tabellen.* Dabei werden pro Kategorie und pro Organ die oben aufgezählten statistischen Kenngrößen angegeben und die Gruppen mit Buchstaben gekennzeichnet, deren mittlere Energie- bzw. Aschengehalte auf dem 95 %-Niveau signifikant voneinander verschieden sind (siehe Tab. 8). Der Prozentsatz an signifikanten Unterschieden ergibt bereits eine erste Abschätzung des Ausmaßes des Einflusses einer Variablen auf den Energie- bzw. Aschengehalt. Wenn sich bei Vergleichen zwischen vielen Untergliederungen einer Kategorie (z. B. 7 Vegetationstypen, 9 Klimazonen, 20 Überordnungen der Dicotyledones) die Angabe der statistischen Kenngrößen als zu platzaufwendig und unübersichtlich erweist, werden die Gruppenmittelwerte in absteigender (Energiegehalt) bzw. aufsteigender (Aschengehalt) Reihenfolge angeordnet, wobei die Anzahl der Größer- bzw. Kleiner-Zeichen über die Signifikanz der Unterschiede zwischen den Mittelwerten Auskunft gibt (Tab. 9). Der Prozentsatz signifikanter Vergleiche wird ebenfalls angegeben. Ausführliche Mittelwerttabellen nach Art von Tabelle 8, aber ohne Markierung signifikanter Unterschiede, liegen für alle durchgeführten Vergleiche am Institut für Botanik der Universität Innsbruck in Diskettenform und als Anhang der Dissertation PIPP (1986) auf.

Für Aussagen darüber, wie stark und auf welche Weise eine pflanzliche Eigenschaft oder eine Umweltvariable den Energiegehalt von Pflanzen beeinflußt, und darüber, welcher von mehreren Faktoren den stärkeren Einfluß ausübt, wurden auf Empfehlung von Dr. G. Seeber (Institut für Statistik, Universität Innsbruck) multiple Regressionen mit Dummy-Variablen berechnet. So konnten die Ergebnisse der Vergleiche zwischen Gruppenmittelwerten nach Art der Tabelle 8 und 9 und die Abschätzung des Einflusses einer Variablen anhand des Prozentsatzes signifikanter Unterschiede zwischen Gruppenmittelwerten statistisch abgesichert werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 8: Beispiel einer Mittelwerttabelle: Vergleich zwischen den Energie- bzw. Aschengehalten verschiedener Kategorien pro Organ

Die jeweilige Kategorie (erster Buchstabe) ist von der durch den zweiten, dritten, und vierten Buchstaben bezeichneten auf dem 95 %-Niveau signifikant (wenn der Buchstabe unterstrichen ist, hochsignifikant) verschieden

		n	×	S.D.	Min	Max	u. Gr.	o. Gr.	
Organ 1									
Kategorie A	EGT	14	22,16	2,02	16,50	24,80	20,99	23,33	abcd
	EAF	18	23,52	2,65	18,44	26,65	22,90	24,84	abcd
	AG	12	9,25	3,98	2,90	15,38	6,72	11,78	ab
Kategorie B	EGT	84	17,26	2,46	14,65	22,26	16,73	17,79	bacd
	EAF	160	18,76	2,11	14,65	22,78	18,43	19,09	bacd
	AG	63	12,38	9,08	1,01	30,94	10,09	14,66	bacd
Kategorie C	EGT	142	18,05	1,25	14,77	21,31	17,84	18,26	cabd
	EAF	120	19,72	1,27	15,93	23,61	19,49	19,95	cabd
	AG	103	8,88	4,19	0,10	23,16	8,06	9,70	cbd
Kategorie D	EGT	294	19,66	1,49	15,34	25,75	19,49	19,83	dabc
	EAF	233	20,74	1,40	15,90	27,00	20,56	20,92	dabc
	AG	219	6,79	3,81	1,20	21,95	6,28	7,30	dbc
Organ 2									
Kategorie A	EGT	49	17,41	1,10	14,65	19,33	17,09	17,73	
	EAF	43	18,66	1,08	16,40	20,22	18,33	18,99	ab
	AG	39	8,83	2,89	2,98	15,85	7,89	9,77	abc
Kategorie B	EGT	31	17,15	1,27	14,72	20,50	16,68	17,62	
	EAF	37	18,08	1,44	14,65	20,88	17,60	18,56	ba
	AG	24	10,59	2,95	4,60	16,58	9,34	11,84	bac
Kategorie C	EGT	14	17,43	1,81	15,63	22,20	16,39	18,47	
	EAF	17	18,30	0,72	17,20	19,81	17,93	18,67	
	AG	8	15,08	3,54	10,30	20,60	12,12	18,04	cab

EGT = Rohenergiegehalt ($kJ.g^{-1}$)
EAF = aschefreier Energiegehalt ($kJ.g^{-1}$)
AG = Aschengehalt (in % der Trockensubstanz)
n = Anzahl der Fälle
× = Mittelwert
S.D. = Standardabweichung
u. Gr., o. Gr. = Grenzen des 95 %-Vertrauensbereiches
Min = Minimum
Max = Maximum

Blockdiagramme bleiben nur bei Vergleichen zwischen wenigen Datengruppen übersichtlich, so daß zur Darstellung der Abhängigkeit des Energie- bzw. Aschengehaltes von Variablen mit nicht als Zahl ausdrückbaren Eigenschaften (z. B. krautige *versus* Holzpflanzen) meist Tabellen vorgezogen wurden. Der nichtlineare Zusammenhang zwischen Seehöhe bzw. geographischer Breite und Energie- bzw. Aschengehalt konnte hingegen in graphischer Form anschaulicher dargestellt werden.

Tab. 9: Beispiel eines Vergleiches zwischen den mittleren Energiegehalten bzw. Aschengehalten von sechs Kategorien (K1–K6).

Unter Signifikanz ist die Anzahl der nicht signifikanten, signifikanten und hochsignifikanten Unterschiede zwischen den Mittelwerten pro Organ angegeben.

Rohenergiegehalte

Organ	Reihung der Mittelwerte	Signifikanz ns	**	
Organ 1	K5 > K1 > K6 > K4 > K3	16	4	–
Organ 2	K3 > K1 > K5 > K4 > K6 > K2	41	8	11
Organ 3	K6 > K4	2	–	–
Organ 4	K5 > K4 > K6	6	–	–
Organ 6	K5 > K1 >> K6 > K4 > K3 > K2	10	4	16
Organ 7	K1 > K4 >> K2	2	2	2

Aschefreie Energiegehalte

Organ	Reihung der Mittelwerte	Signifikanz ns	**	
Organ 1	K4 > K3 > K1 > K6	12	–	–
Organ 2	K3 > K1 > K4 > K5 > K6	7	6	6
Organ 3	K6 > K4	2	–	–
Organ 5	K4 > K1	2	–	–
Organ 6	K5 > K1 > K3 > K4 >> K6	12	2	6
Organ 7	K1 >>> K4	–	–	2

Aschengehalte

Organ	Reihung der Mittelwerte	Signifikanz ns	**	
Organ 1	K5 < K6 << K4 < K3	4	8	–
Organ 2	K5 <<< K3 < K1 < K4 < K6	8	2	10
Organ 4	K4 < K6	2	–	–
Organ 4	K4 < K6	2	–	–
Organ 6	K5 << K1 < K6 < K3 < K4	4	12	4
Organ 7	K4 << K1	–	2	–

Die Mittelwerte sind auf dem 95 %-Niveau
ns = nicht signifikant ** = signifikant = hochsignifikant verschieden

5. Empfehlungen zur Durchführung kalorimetrischer Bestimmungen an pflanzlichem Material und zur Präsentation der Ergebnisse

Die Erschließung eines so umfangreichen Datenmaterials soll zum Anlaß genommen werden, methodische und publizistische Mängel, die eine vollständige Auswertung gewonnener Daten erschweren, aufzuzeigen und Empfehlungen für künftige Studien vorzuschlagen.

5.1 Datenbestimmung

Probengewinnung: Der Energiegehalt ist selbst für eine einzelne Pflanzenart und das einzelne Individuum keine konstante Größe, sondern im Laufe der Entwicklung, aber auch – parallel zu den Veränderungen des

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Stoffwechsels und Stoffhaushaltes – jahreszeitlich und sogar tageszeitlich variabel. Eingedenk dieser zeitlichen Variabilität sollte nicht nur das Datum, sondern auch die Tageszeit der Probenentnahme sowie der Entwicklungszustand der entnommenen Pflanzen beachtet und notiert werden. Sollen Unterschiede im Energiegehalt von Pflanzen derselben Art, aber von klimatisch stark abweichenden Standorten untersucht werden, so ist zu empfehlen, nicht am selben Tag Proben zu entnehmen, sondern auf gleichen Entwicklungszustand zu achten. Die Beobachtung der Witterungsverhältnisse am und kurz vor dem Entnahmetermin kann u. U. für eine weitergehende Auswertung wichtig sein.

Probenvorbereitung und Meßtechnik: Unter Hinweis auf Kapitel 2.1 sollten folgende Richtlinien als Voraussetzung für eine brauchbare Bestimmung des Energiegehaltes beachtet werden:

1. Das gesammelte Material muß gründlich gereinigt werden, besonders unterirdische Teile und mit Salz behaftete Proben.

2. Zu Tabletten gepreßtes Mahlgut muß nochmals auf Gewichtskonstanz getrocknet und in einem Exsikkator auf Raumtemperatur abgekühlt werden.

3. Der Aschengehalt sollte an Parallelproben bestimmt werden. Bei zu hohem Aschenanteil ist zu überprüfen, ob dieser sich aus Substanzen (z. B. Oxalate, Carbonate) ergibt, deren Oxidation endotherm erfolgt.

4. Der Aschengehalt darf nur dann aus Glührückständen geschätzt werden, wenn nicht genügend Material für eine separate Aschenbestimmung vorhanden ist. Das Verglühen im Muffelofen benötigt keine zusätzliche Zeit, da während der bei jeder Brennwertbestimmung anfallenden Wartezeit jeweils einige Handgriffe für die Veraschung gemacht werden können.

In diesem Zusammenhang sei noch auf die Anleitung zur Herstellung einer wenig hygroskopischen und leicht handhabbaren Probe bei BARTOŠOVÁ & KONÍČEK (1967) hingewiesen. Dabei wird die pulverisierte Probe in einem auf einer Seite offenen Terylensäckchen bekannten Energiegehalts auf Gewichtskonstanz getrocknet und in einem Exsikkator auf Raumtemperatur abgekühlt. Nun wird das Säckchen verschweißt, und das Prüfgut kann beim Anbringen des Zünddrahtes und den weiteren Handgriffen weder zerbröckeln noch Wasser aufnehmen.

5.2 Datenpräsentation

Eine möglichst genaue Beschreibung der Vorgangsweise bei der Probengewinnung, der Probenvorbereitung und der Messung ist zur Bewertung der Richtigkeit und der Vergleichbarkeit der Meßergebnisse unerläßlich. Die Art der Probe, die Wuchsform und Lebensform, sowie der Entwicklungszustand sollten ausführlich beschrieben werden. Genaue geographische Angaben, insbesondere der Seehöhe, des Lebensraumes, der Zugehörigkeit zu bestimmten Pflanzengesellschaften sind wesentliche Grundlagen für eine Interpretation der Daten. Auch wenn die Fragestellung der Untersuchung z. B. mit den Bodeneigenschaften nichts

zu tun hat, sollte im Interesse größtmöglicher Verwertbarkeit der Daten jegliche Information geboten werden.

Für eine weitere Verwendung der Meßdaten sind Tabellen, möglichst mit Einzelwerten, besser geeignet als Diagramme. Die Angabe der Anzahl der Parallelproben und von Streuungsmaßen wäre als Selbstverständlichkeit zu erwarten. Wenn der Energiegehalt einer Probe den reiner Glucose unterschreitet, wenn mehr als 20 % ihres Trockengewichtes Asche ist oder wenn die Streuung zwischen mehreren Parallelproben mehr als 5 % des mittleren Meßwertes beträgt, müßte begründet werden, warum dieser Wert trotzdem für vertrauenswürdig gehalten wird.

6. Zusammenfassung

Zielsetzung der vorliegenden Untersuchung war eine möglichst weitgehende Sammlung von Angaben über den Energiegehalt von Pflanzen und Pflanzenteilen. Hiefür wurden 982 Zitate recherchiert und kritisch überprüft, wovon 273 Publikationen von 189 Autoren verwertbare Energiedaten enthielten. Diese wurden mit charakteristischen Eigenschaften der Pflanzenarten und deren Verbreitung korreliert und über Computer verarbeitet. Zur Datenüberprüfung wurden eigene methodische Erfahrungen gesammelt, aufgrund deren ausführliche Hinweise auf mögliche Fehler bei der Probenvorbereitung und der Energiewertbestimmung gewonnen wurden. 7583 Rohenergiegehalte, 3872 aschefreie Energiegehalte und 2792 Aschengehalte von 1521 Pflanzenarten, darunter 1248 Phanerogamenarten aus 653 Gattungen, konnten für die Berechnung herangezogen werden.

In diesem ersten Teil des Berichtes wird die Vorgangsweise bei der Erfassung, Bewertung und Verarbeitung des Datenmaterials mitgeteilt und eine Reihe von Empfehlungen für die Durchführung kalorimetrischer Bestimmungen an pflanzlichem Material und für die Präsentation der Ergebnisse vorgeschlagen. Der nachfolgende zweite Teil soll die Ergebnisse der gruppierenden Datenauswertung vorstellen und auf noch offene wissenschaftliche Fragestellungen hinweisen.

Dank

Der Österreichischen Akademie der Wissenschaften danken wir für eine Subvention, durch die eine erste Datenaufnahme eingeleitet werden konnte. Ruth Knapp und Ch. Lubich danken wir für die Durchführung von Vorarbeiten, A. Cernusca und Ch. Körner für die Betreuung der Messungen am Kalorimeter, W. Hauffe für die Durchführung der On-line-Recherche und G. Seeber für Beratung bei der Wahl adäquater statistischer Auswertungsmethoden. Für hilfsbereites Eingehen auf Anfragen gebührt unser Dank: H. Bolhár-Nordenkampf (Wien), Marilyn Darling (Durham, North Carolina), W. Evenson (Provo, Utah), A. De la Cruz (Mississippi, Mississippi State), L. Salo (Helsinki), D. R. Smith (Fort Collins, Colorado), L. Colin (Fullerton, California) und Z. Baruch (Caracas, Venezuela).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

ALLEN, ST. E. (ed.): Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford – London, 1974.

BARTOŠOVÁ, E., KONÍČEK, J.: The use of combustion calorimetry in the study of the metabolism of algae. Photosynthetica 1, 13–17, 1967.

BERDAHL, J. D., HARVEY, B. L., BHATTY, R. S.: Genetic and environmental variation in gross energy content of barley. Can. J. Plant Sci. 56, 393–394, 1976.

BERGER, A., CORRE, J. J., HEIM, G.: Structure, productivité et régime hydrique de phytocénoses halophiles sous climat méditerranéen. La Terre et la Vie 32, 241–278, 1978.

BHATTY, R. S., WU, K. K.: Determination of gross energy of cereals and legumes with a ballistic bomb calorimeter. Can. J. Plant Sci. 54, 439–441, 1974.

BILGRAMI, K. J., MISRA, R. S., SINHA, K. K.: Aflatoxin production and loss in caloric value of maize seeds due to *Aspergillus parasiticus*. Current Science 48, 642–643, 1979.

BIRCH, W. R.: Some chemical and calorific properties of tropical marine angiosperms compared with those of other plants. J. Appl. Ecol. 12, 201–213, 1975.

BOLHÁR-NORDENKAMPF, H. R., ZAHRL, J.: Respiration and energy turnover during the seedling development of *Triticum aestivum*, *Zea mays*, *Helianthus annuus* and *Phaseolus vulgaris*. Z. Pflanzenphysiol. 115, 361–370, 1984.

BOYD, C. E., GOODYEAR, PH. C.: Nutritive quality of food in ecological systems. Arch. Hydrobiol. 69, 256–270, 1971.

BRZOSKA, W.: Stoffproduktion und Energiehaushalt der Vegetation auf hochalpinem Standort unter besonderer Berücksichtigung von *Ranunculus glacialis* L. Diss. Univ. Innsbruck, 1969.

BRZOSKA, W.: Energiegehalte verschiedener Organe von nivalen Sproßpflanzen im Laufe einer Vegetationsperiode. Photosynthetica 5, 183–189, 1971.

BRZOSKA, W.: Stoffproduktion und Energiehaushalt von Nivalpflanzen. In: ELLENBERG, H. (ed.): Ökosystemforschung, 225–233. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 1973.

CASPERS, N.: Kalorische Untersuchungen an der Ufervegetation eines Weihers. Oecologia 19, 171–175, 1975.

CASPERS, N.: Intraspezifische Schwankungen der kalorischen Werte biologischer Materialien. Verh. Ges. Ökol. 5, 171–180, 1976.

CASPERS, N.: Seasonal variations of caloric values in herbaceous plants. Oecologia 26, 379–383, 1977.

CONDE, L. F., HUFFMAN, J. B.: Energy in forestry – production and use. 10th spring symposium for the Florida section, Society of American Foresters, May 30–31, Resources Rep. 5, 44–64, 1978.

COOK, C. W., GOEBEL, C. J.: The association of plant vigor with physical stature and chemical content of desert plants. Ecology 43, 543–546, 1962.

COX, T. L., WRIGHT, R. A.: Net primary production relations of a winter wheat ecosystem. Texas J. Sci. 26, 119–126, 1975.

CUMMINS, K. W., WUYCHECK, J. C.: Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt. Int. Ver. Limn. 18, 1–158, 1971.

DAHLGREN, R.: Ett angiospermsystem och dess användning vid kartering av egenskaper. Svensk Bot. Tidskr. 71, 33–64, 1977.

DARLING, M. S.: Interpretation of global differences in plant calorific values – The significance of desert and arid woodland vegetation. Oecologia 23, 127–139, 1976.

DE ASSIS ESTEVES, F.: Die Bedeutung der aquatischen Makrophyten für den Stoffhaushalt des Schöhsees – II. Die organischen Hauptbestandteile und der Energiegehalt der aquatischen Makrophyten. Arch. Hydrobiol./Suppl. 57, 144–187, 1979.

DE LA CRUZ, A. A., GABRIEL, B. C.: Caloric, elemental and nutritive changes in decomposing *Juncus roemerianus* leaves. Ecol. 55, 882–886, 1974.

DEMYANOV, V. A.: On the calorific properties of the organic substances of woody plants from Western Sibiria. Bot. Zhurn. 66, 234–239, 1981.

DIAMANTOGLOU, S., KULL, U.: Die Jahresperiodik der Fettspeicherung und ihre Beziehungen zum Kohlenhydrathaushalt bei immergrünen mediterranen Holzpflanzen. Acta Oecol. 3, 231–248, 1982.

ECKARDT, F. E., HEIM, G., METHY, M., SAUGIER, B., SAUVEZON, R.: Fonctionnement d'un écosystème au niveau de la production primaire – Mesures effectuées dans une culture *d'Helianthus annuus*. Oecol. Plant. 6, 51–100, 1971.

EGUNJOBI, J. K.: Ecosystem processes in a stand of *Ulex europaeus* – 1. Dry matter production, litter fall and efficiency of solar energy utilization. J. Ecol. 59, 31–38, 1971.

ELLENBERG, H.: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart, 4. Aufl., 1986.

ELLENBERG, H., MUELLER-DOMBOIS, D.: Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. Ber. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel 37, 21–56, 1967.

EVENSON, W. E.: Experimental studies of reproductive energy allocation in plants. In: JONES, E. C., LITTLE, J. R. (eds.): Handbook of experimental pollination biology, 249–274, Scient. & Acad. Editions, New York – Cincinnati – Toronto – London – Melbourne, 1983.

GAMS, H. (ed.): Kleine Kryptogamenflora IIb – Höhere Basidiomyceten. Fischer, Stuttgart, 1967.

GARRETT, W. N., LOFGREEN, G. P., MEYER, J. H.: A net energy comparison of barley and milo for fattening cattle. J. Anim. Sci. 23, 470–476, 1964.

HARPER, J. L., OGDEN, J.: The reproductive strategy of higher plants – I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris*. J. Ecol. 58, 681–698, 1970.

HARTNETT, D. C., ABRAHAMSON, W. G.: The effects of stem gall insects on life history pattern in *Solidago canadensis*. Ecol. 60, 910–917, 1979.

HEHL, M., KRANZ, A. R.: Endogene Stoffproduktionsrhythmen bei *Phaseolus vulgaris*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84, 551–558, 1971.

INDEX KEWENSIS, Bd. I–IV, Suppl. I–XVI, Clarendon Press, Oxford, 1893–1981.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

IRVINE, D. E. G., PRICE, J. H.: Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae. Academic Press, London – New York – San Francisco, 1978.

JORDAN, C. F.: A world pattern in plant energetics. Amer. Scientist 59, 425–433, 1971.

KARSCHON, R., ZOHAR, Y., TISCHLER, K.: Eucalypts as an energy source. Report to German-Israel Fund for International Research and Development, 31 S., Ha Qirya, Tel Aviv, 1980.

KAUL, V., VASS, K. K.: Production studies of macrophytes of Srinagar Lakes. In: KAJAK, Z., HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. (eds.): Productivity problems of freshwaters. IBP-Rep. Polen, 725–731, 1972.

KENDEIGH, S. CH., WEST, G. C.: Caloric values of plant seeds eaten by birds. Ecology 46, 553–555, 1965.

KIECKHEFER, B. J.: Correlation between phenology and caloric content in forest herbs. Trans. Ill. St. Acad. Sci. 55, 215–223, 1963.

KINGSOLVER, B. E.: *Euphorbia lathyris* reconsidered: Its potential as an energy crop for arid lands. Biomass 2, 281–298, 1982.

KOMÁREK, J., PŘIBIL, S.: Heat of combustion in the biomass of the alga *Scenedesmus quadricauda* during its ontogenetic cycle. Nature 219, 635–636, 1968.

KULL, U.: Ökophysiologische Untersuchungen an Mediterranpflanzen. Institutsbericht Biol. Inst. Stuttgart 1980/81, 68–71, 1981.

LARCHER, W.: Ökologie der Pflanzen. UTB 232, Ulmer, Stuttgart, 1. Aufl., 1973.

LARCHER, W., THOMASER-THIN, W.: Seasonal changes in energy content and storage patterns of mediterranean sclerophylls in a northernmost habitat. Acta Oecol. (Oecol. Plant.) 9 (23), im Druck 1988.

LARKUM, A. W. D., DREW, E. A., CROSSETT, R. N.: The vertical distribution of attached marine algae in Malta. J. Ecol. 55, 361–371, 1967.

LIETH, H.: The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency. In: ECKARDT, F. E. (ed.): Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level, 233–242. UNESCO, Paris, 1968.

LIETH, H.: Measurement of caloric values. In: LIETH, H., WHITTAKER, R. (eds.): Primary production of the biosphere, 119–129. Springer, Berlin, 1975.

LITTLER, M. M., MURRAY, ST. N.: Influence of domestic wastes on energetic pathways in rocky intertidal communities. J. Appl. Ecol. 15, 583–595, 1978.

LONG, F. L.: Application of calorimetric methods to ecological research. Plant Physiol. 9, 323–337, 1934.

MÄGDEFRAU, K.: Evolution und Systematik. In: STRASBURGER, E.: Lehrbuch der Botanik, 477–862. Fischer, Stuttgart – New York, 1978.

MAIER, R., ALTGAYER, M., PUNZ, W., RAMMER, CH., SCHINNINGER, R., SIEGHARDT, H., SLAD, H., WINTER, CH.: Wasserhaushalt und Produktivität staubbelasteter Pflanzen in der Umgebung einer Zementfabrik in Kärnten. Carinthia II, 169, 167–193, 1979.

MAIER, R., SIEGHARDT, H., PUNZ, W., SLAD, D., ENGENHART, M., DOMSCHITZ, E., NAGL, A.: Ökophysiologische Untersuchungen in industriell belasteten Pflanzenbeständen im Raume Gailitz, Kärnten. Carinthia II, 170, 279–299, 1980.

MALONE, CH., R.: Variation in caloric equivalents for herbs as a possible response to environment. Bull. Torr. Bot. Club 95, 87–91, 1968.

MELCHIOR, H., WERDERMANN, E.: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, Bd. I, II. Gebr. Bornträger, Berlin-Nikolassee, 1954, 1964.

MORRISON, D. W.: Efficiency of food utilization by fruit bats. Oecologia 45, 270–273, 1980.

OGDEN, J.: The reproductive strategy of higher plants – II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. J. Ecol. 62, 291–325, 1974.

PAINE, R. T.: Endothermy in bomb calorimetry. Limnol. Oceanogr. 11, 126–129, 1966.

PAINE, R. T.: The measurement and application of the calorie to ecological problems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2, 145–164, 1971.

PAINE, R. T., VADAS, R. L.: Calorific values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. Mar. Biol. 4, 79–86, 1969.

PAPP, L. B.: Caloric values of the dominant species in an oak forest *(Quercetum petraeae-cerris)* near Sikfökut, North Hungary. Acta Bot. Acad. Sci. Hungariae 21, 347–352, 1975.

PIPP, E.: Energiegehalte pflanzlicher Substanz. Diss. Univ. Innsbruck, 1986.

PRASAD, B. J., RAO, D. N.: Effects of SO_2-exposure on carbohydrate contents, phytomass and caloric values of wheat plants. Water, Air and Soil Pollution 16, 287–291, 1981.

PRÉCSÉNYI, I.: Estimation of the efficiency (light energy conversion) of some cultivated plants. Növénytermelés 23, 23–29, 1974.

ROCHOW, TH. F.: Growth, caloric content and sugars in *Caltha leptosepala* in relation to alpine snowmelt. Bull. Torrey Bot. Club 96, 689–698, 1969.

RUNGE, M.: Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. Scripta Geobot. 4, 77 S., 1973.

SCHMID, W. C.: Energy intake of the mourning dove, *Zenaidura macronra marginella.* Science 150, 1171–1172, 1965.

SCHMIDT, L.: Stoffproduktion und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchgesellschaften. Diss. Univ. Innsbruck, 1974.

STEUBING, L., RAMIREZ, C., ALBERDI, M.: Artenzusammensetzung, Lichtgenuß und Energiegehalt der Krautschicht des Valdivianischen Regenwaldes bei St. Martin. Vegetatio 39, 25–33, 1979.

STINNER, B. R., ABRAHAMSON, W. G.: Energetics of the *Solidago canadensis*-stemgall-insect-parasitoid guild-interaction. Ecology 60, 918–926, 1979.

TÂCU, D., CARDAŞOL, V Valorile calorice la principalele graminee şi leguminose perene. St. şi Cerc. Biol. Ser. Biol. Veget. 31, 69–72, 1979.

THOMASER, W.: Kaloriengehalt verschiedener Organe mediterraner Hartlaubpflanzen und Vorkommen von Stärke und Fett im Jahresablauf. Diss. Univ. Padua, 1975.

WALTER, H.: Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung, Bd. I und II. Fischer, Jena, 1962, 1968.

WALTER, H., LIETH, H.: Klimadiagramm-Weltatlas. Fischer, Leipzig, 1960.

WILLIS, J. C.: A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge University Press, Cambridge, 1973.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ZACHHUBER, K.: Blütenentwicklung, Vegetationsablauf, Speicherverhalten und Kaloriengehalt von *Primula*- und *Saxifraga*-Arten aus verschiedenen Höhenstufen. Diss. Univ. Innsbruck, 1975.

ZANDER, R.: Handwörterbuch der Pflanzennamen. Ulmer, Stuttgart, 1984.